

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra zoologie**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a geografie se zaměřením na vzdělávání



**Jakub Moudrý**

**Kvartérní hmyz a jeho význam pro zoogeografii, paleoklimatologii a paleoekologii**

**Quaternary insects and their significance for zoogeography, paleoclimatology and paleoecology**

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce/Školitel: RNDr. Jakub Prokop, Ph.D.

Praha, 2016

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, .....

Podpis: .....

## **Poděkování**

Rád bych poděkoval svému školiteli RNDr. Jakubovi Prokopovi Ph.D. za veškeré rady a připomínky při psaní této práce. A také za poskytnutí kopií mnoha článků z jeho databáze. V neposlední řadě děkuji také své rodině a přátelům za podporu během celého studia.

## **Abstrakt**

Tato bakalářská práce je literární rešerší relevantní dostupné literatury s tematikou kvartérního hmyzu. Kvartérní hmyz byl doposud českými vědci opomíjen, přestože má bezesporu potenciál poskytnout cenné informace pro komplexní rekonstrukce kvartérních nalezišť a doplnit tak ostatní výzkumy. Na hmyzu lze mimo jiné vypožorovat dynamický vývoj jeho areálů napříč kontinenty, dále slouží kupříkladu i jako doklad migračních vln fauny a flóry s hmyzem provázané. A to zejména během průběhu pleistocénu, pro který jsou typické výrazné změny klimatu, se kterým je hmyz úzce provázán. Často lze tak hmyz využít jako klimatický indikátor, se zjištěním přesných průměrných teplot a to za pomoci MCR metody. V neposlední řadě pak tyto změny korespondují i s dynamickým vývojem paleoprostředí, kde vždy hmyz hraje významnou roli. Výhodou kvartérních nalezišť pak je i fakt, že subfossilní nálezy hmyzu náleží k zástupcům recentních druhů, což umožňuje se při rekonstrukci opřít o moderní data.

Klíčová slova: Insecta, Pleistocén, Holocén, Paleoentomologie, Zoogeografie, Paleoklimatologie, Paleoekologie

## **Abstract**

The present thesis is a review of available published data on Quaternary insects. Research focused on Quaternary insects has been so far overlooked by the Czech scientists, even though there is potential to provide additional data for complex reconstruction of Quaternary deposits. Insect faunas allow to trace the dynamic development of areas across continents and serve for example as proof of migration routes. It is especially true for the Pleistocene, well known for prominent climatic oscillations. Thus, the insect species served as climatic indicators allowing estimations of average temperatures by application of the MCR method. Finally, these faunal changes reflect dynamic development of palaeoenvironments. The fact that the subfossil taxa correspond to the recent species allows broader reconstruction of the Quaternary deposits.

Key words: Insecta, Pleistocene, Holocene, Paleoentomology, Zoogeography, Paleoclimatology, Paleoecology

## **OBSAH:**

1. ÚVOD: .....	1
1.1. Kvartér.....	2
1.2. Historie kvartérní paleoentomologie .....	5
2. SBĚR A IDENTIFIKACE VZORKŮ: .....	6
2.1. Postup při sběru .....	6
2.2. Identifikace nálezu: .....	8
3. VÝZNAM PRO JEDNOTLIVÁ ZAMĚŘENÍ: .....	9
3.1. Zoogeografie .....	9
3.2. Paleoklimatologie .....	14
3.3. Paleoekologie .....	19
4. ZÁVĚR: .....	24
5. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY:.....	25

# **1. ÚVOD:**

Tato práce má za cíl shrnout nejdůležitější poznatky o studiu kvartérního hmyzu. Měla by podat ucelené informace, které budou moci sloužit jako podklad k navazujícím vědeckým pracím a to nejen v oblasti kvartérní paleoentomologie, ale i v dalších příbuzných oborech. Ve stručnosti představí kvartérní hmyz jako významnou skupinu ke studiu rozšíření živočichů a jeho dynamiky v rámci kvartéru (zoogeografie), dále jakožto indikátor klimatických proměn, kterými je především pleistocén typický (paleoklimatologie) a v neposlední řadě shrne poznatky, které využívají hmyz jako cenný zdroj informací pro rekonstrukce ekosystémů z minulosti (paleoekologie).

V současné době jsou pravděpodobně nejvýznamnějším materiálem k vyhodnocování určité (nejen kvartérní) lokality z oblasti neživé přírody studia zkoumající izotopy kyslíku, ať už z mořských sedimentů (takzvané MIS= Marine isotope stage, viz. obr. 3) či z glaciálních vrtů (neboli z ledovcových jader). A v živé sféře jsou významné především ze zoologických studií nálezy schránek různých živočichů, zejména měkkýšů (Ložek, 2004) a z botanických studií rozborů pylových zrn (Roberts, 2013). Hmyz však může tyto dva výrazné zdroje doplnit a podat tak ucelenější informace.

Samotné studium kvartéru má v českých zemích dlouholetou tradici. A to i díky unikátnímu postavení mezi kontinentálním a alpským zaledněním, kde tvořilo území dnešní České republiky v době ledové pomyslný most mezi západem a východem Evropy. Významnými představiteli, kteří zkoumali kvartér z různých pohledů, jsou především: Karl Rudolph, který patřil k průkopníkům palynologie a jehož dílo: *Grundzüge der nacheiszeitlichen Waldgeschichte Mitteleuropas* z roku 1930 je dosud cenným zdrojem informací o charakteru postglaciálních lesů, dále například Prof. RNDr. Ivan Horáček, CSc. a jeho výzkum drobných savců (Horáček, 2015) a samozřejmě ikona české přírodovědy RNDr. Vojen Ložek, DrSc. zkoumající mimo jiné geologii či malakofaunu (Kovanda, 2005). Ale i v současnosti vznikají další zajímavé práce o kvartéru. Avšak hmyz se u nás nestal nikdy předmětem hlubšího zkoumání (patrně z obr. 5). I přesto že byly, ke konci 20. století, učiněny nálezy v rámci geobotanických, archeologických či jiných studií, kde byly nalezeny hmyzí subfosilie (Lauterer, 1978 a Lauterer a Opravil, 1995).

Rozhodně se však vyplatí detailněji poznávat kvartér, jelikož díky porozumění procesů z nedávné minulosti, můžeme hlouběji pochopit mnohé děje, které nás již v současnosti ovlivňují či předpovědět ty, které nás v budoucnu ovlivňovat mohou, jako je např. médii často probírané téma změny klimatu a s ním i spojené sociálně-geografické jevy apod.

## 1.1. Kvartér

Slovo kvartér, je latinského původu (= čtvrtý v pořadí), má hned několik významů. Pro mě jako z části geografa je to i součást sociální a ekonomické geografie, která toto slovo chápe jako jeden ze sektorů trhu, kam lze například zařadit i vědecké a vzdělávací oblasti, tedy i například akademické výzkumy (Turečková a Martinát, 2015). Ale samozřejmě pro tuto práci využijeme geologický význam, který charakterizuje kvartér jako poslední geologické období (neboli čtvrtohory).

Toto období patří mezi hojně diskutovaná témata. Jeho hranice byla nejprve stanovena v roce 1948 na 1,84 milionu let, avšak postupem dalších studií a zjištění nových poznatků o charakteru průběhu podnebí byla tato hranice stále více kritizovaná a zařazení kvartéru obecně komplikovanější. V roce 2004 byl dokonce dle několika studií i zcela zrušen a celé období se stalo součástí posledního terciárního období, tedy neogénu (Gradstein a Ogg, 2004). Recentní studia však opět navrátila kvartér jako poslední geologické období, pro které je typické střídání dob ledových a meziledových a určila jeho hranici na zhruba 2,58 milionu let. Tato hranice má jasnou oporu ve stratotypu Monte San Nicola na Sicílii (Gibbart a Head, 2010).

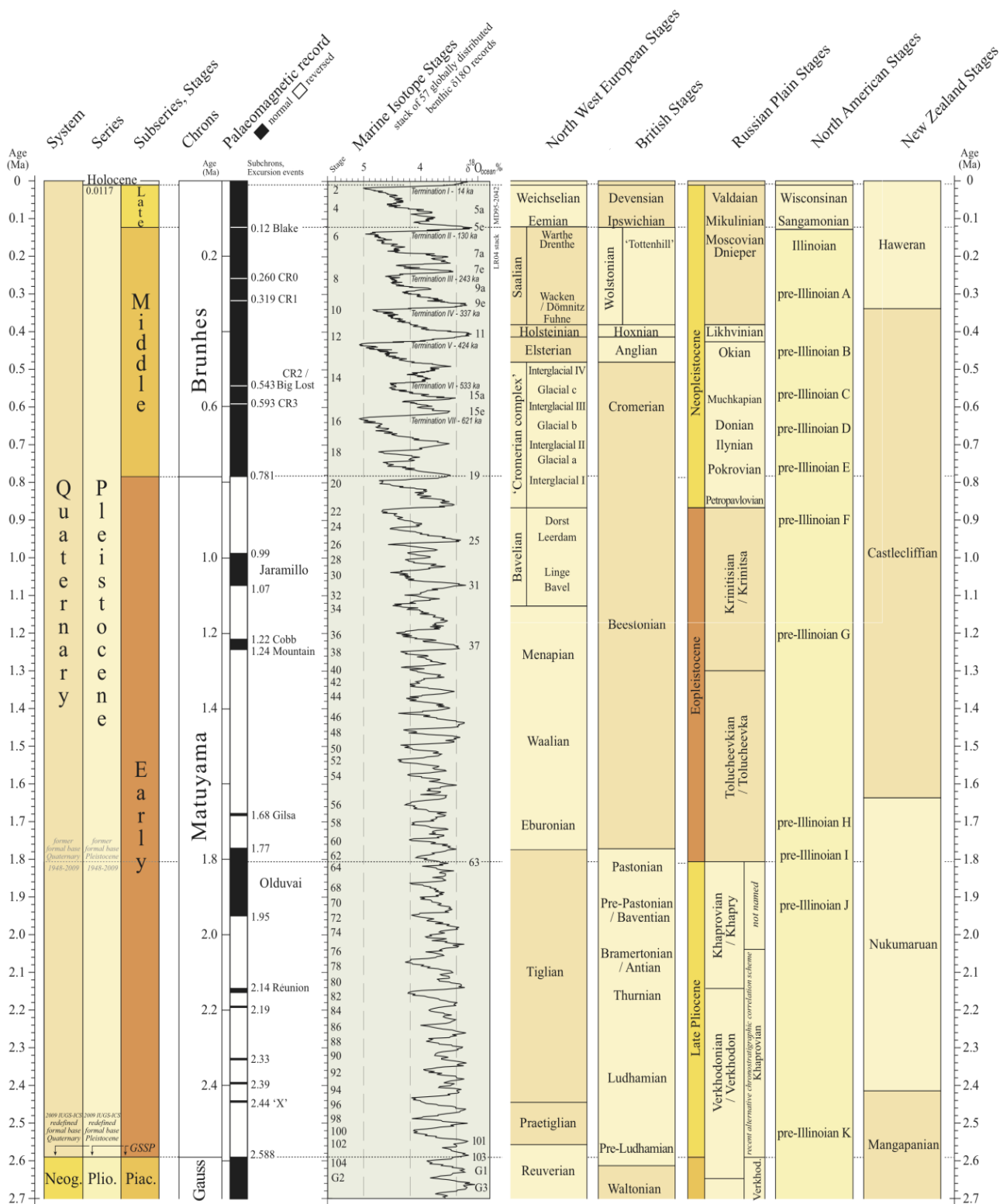
Kvartér dělíme na dvě období. Starším je pleistocén, který tvoří větší část čtvrtohor (cca. 2,6 milionu let až 11,7 tisíc let před současností). Tato hranice je určena na základě prvního výrazného ochlazení klimatu a končí s poslední dobou ledovou (= MIS 2). Pleistocén se vyznačuje již zmíněným střídáním dob ledových a meziledových- tzv. glaciálů a interglaciálů, kterých se vystřídalo několik desítek. Jejich výkyvy lze dohledat třeba na základě již uvedených izotopů (MIS). Problém však nastává s jejich terminologií. V jednotlivých regionech se často setkáme s odlišnými názvy pro stejné období. Název se zpravidla tvoří na základě jména určité řeky, například alpské zalednění Würm, odpovídá kontinentálnímu Viselskému (Weichselian). Proto je vhodnější používat spíše jednotlivá stádia MIS, než konkrétní názvy (viz. obr. 3). Avšak dělení na pouhé doby ledové a meziledové je nepřesné, podrobnější znázornění průběhu klimatu a vývoje krajiny vztaženým zejména pro oblast České republiky je na přiloženém schématu (obr. 1). Další důležitou charakteristikou pleistocénu je to, že se v tomto období zároveň postupně utvořil ráz krajiny, tak jak ji známe ze současnosti. Z našeho pohledu je bezpochyby také velmi významnou událostí vývoj hominidů (konkrétně rodu *Homo*) až po současného moderního člověka- *Homo sapiens sapiens*.



Mladším obdobím je tzv. holocén (viz. obr. 2), ve kterém se v současnosti nacházíme. Jedná se svým charakterem v podstatě o interglaciál, avšak v tomto období došlo k významným událostem, ve kterých se odlišuje od předešlých. Například vymřela tzv. savčí megafauna jako mamut (*Mammuthus* sp.), srstnatý nosorožec (*Coelodonta antiquitatis*) apod. (Malhi a kol., 2016). Ale především v průběhu holocénu došlo k zásadní revoluci pro člověka, který se vymanil z běžných ekologických vztahů a začal tvořit své vlastní umělé ekosystémy, jedná se o tzv. neolitickou revoluci (Weisdorf, 2005). Díky vlivu na prostředí se dle některých prací vymezuje i další období, tzv. Antropocén, za jehož začátek lze považovat kupříkladu průmyslovou revoluci (Lewis a Maslin, 2015).

Obr. 2: Stratigrafická tabulka holocénu se znázorněnými klimatickými fázemi, epochami lidstva apod. (zdroj: Palaeontologia electronica, [online]. [cit. 2016-06-01]. URL: <http://paleo-electronica.org/>)



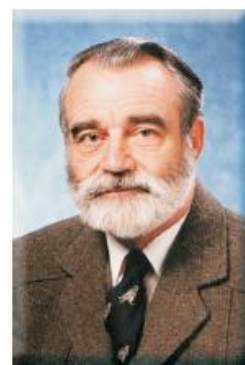


Obr. 3: Chronostratigrafická tabulka kvartéru s důrazem na pleistocén, znázorňující průběh, stádia MIS (Marine isotope stage) a jednotlivé stupně pro různé regiony.

(zdroj: Subcommittee on Quaternary Stratigraphy, [online]. [cit. 2016-05-07]. URL: <http://quaternary.stratigraphy.org/charts/>, upraveno)

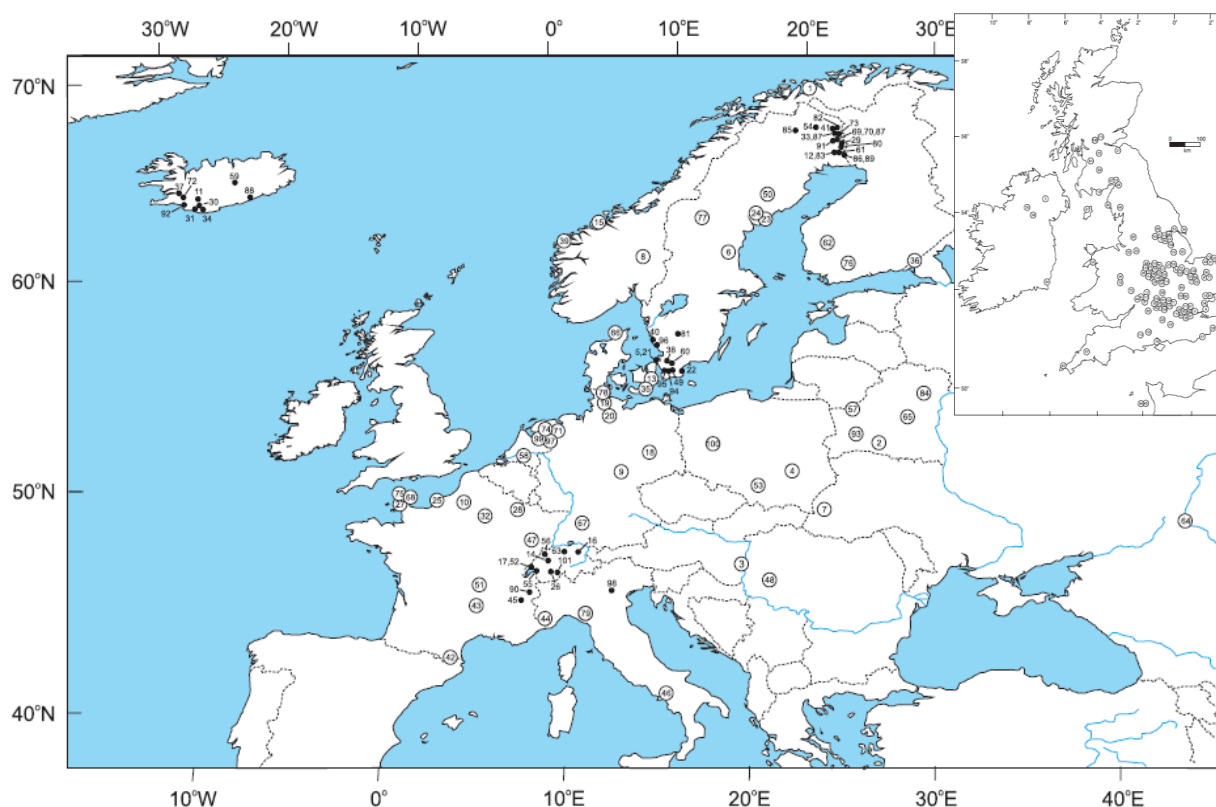
## 1.2. Historie kvartérní paleoentomologie

Prvotní studie lze dohledat na přelomu 19. a 20. století, kdy ale byly nálezy vyhodnoceny jako pozůstatky již vyhynulých druhů, což jak dnes víme, není pravda. I přesto se dají jejich výsledky po přezkoumání využít a jsou cenným materiálem dodnes. Patří sem například studie z Ukrajiny z okolí Lvova od Lomnického (1894), či ze Severní Ameriky z oblasti kolem jezera Ontario a ze státu Massachusetts v USA od Scuddera (1877, 1898). Největší rozvoj dostala tato



Obr. 4: Russel Coope (převzato z Elias, 2010)

disciplína v 50. letech 20. století. A to především díky práci Russella Coopa ve Velké Británii, který se stal mentorem mnoha dalších významných kvartérních paleoentomologů po celém světě (Elias, 2014a). Mezi další čelní představitele patří vědci z Ruska (např.: S. Kuzmina a S. Kiselyov), USA (např.: A. Ashworth a H. Howden) a Japonska (např.: M. Hayashi a S. Shiyake). Avšak i v jiných zemích lze dohledat poměrně hojné vědecké zastoupení (viz. Elias, 2006).



Obr. 5: Mapa evropských nalezišť kvartérního hmyzu (Britské ostrovy extra vyčleněny díky hustotě nalezišť), (převzato z Elias, 2010)

## **2. SBĚR A IDENTIFIKACE VZORKŮ:**

### **2.1. Postup při sběru**

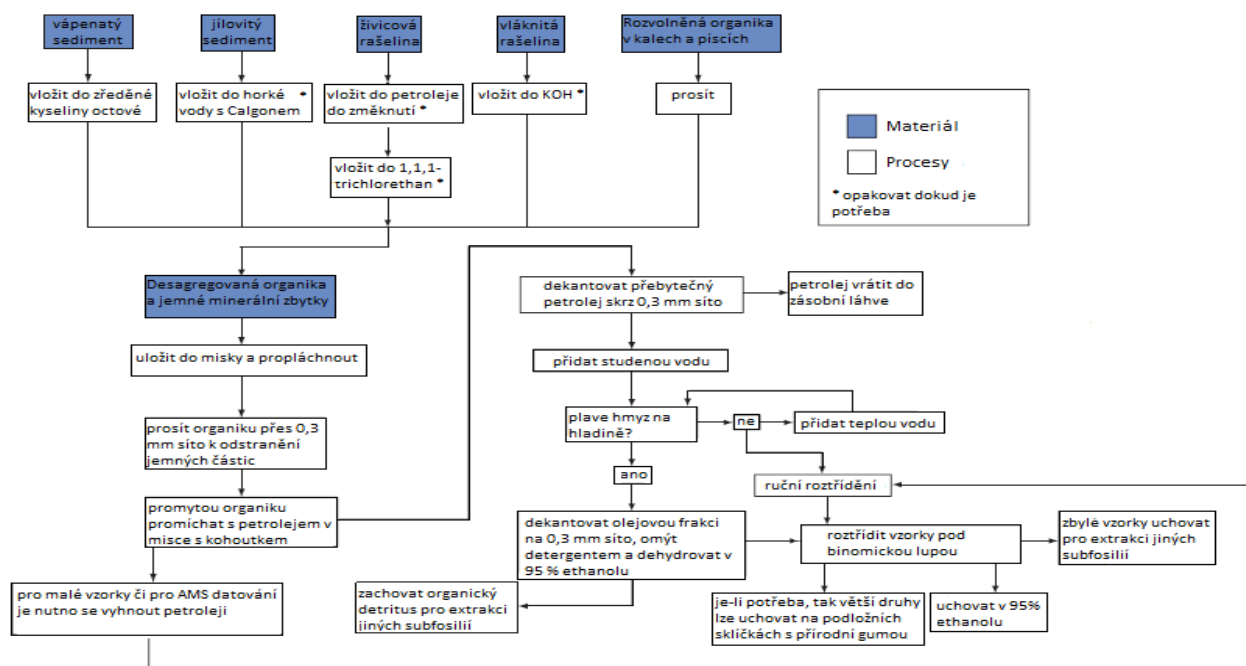
Oproti starším obdobím je výhodou kvartérních nálezů to, že se nacházejí ve formě zachovalých částí hmyzího exoskeletu, nikoliv jako pouhé otisky či mineralizované části. Pro tuto formu nálezu se používá název subfosilie. Za pravděpodobně nejznámější příklady subfosilií lze považovat nálezy mamutů ze Sibíře.

Pro nález neporušených subfosilií hmyzu je především potřeba předem zvolit vhodné půdy, kde provedeme sondáž. Ne ve všech se nachází dostatečné množství kvalitně zachovalého hmyzu. Mezi nejlepší patří obecně ty, které jsou anoxické, jelikož zde nedochází k tak silnému rozkladu. Jako půdy vzniklé sedimentací ve vodním prostředí, kde je nejen nižší obsah kyslíku, ale zároveň má voda tendenci veškerý materiál (tedy i odumřelý hmyz) koncentrovat do jednoho místa a vytvoří tak dobré podmínky pro uchování subfosilií. Konkrétně je dobré hledat na místech (ideálně odhalených) břehů řek, slepých ramen, vodních ploch, či v neposlední řadě rašeliništ. Dalším velmi dobrým zdrojem je permafrost, ve kterém můžeme nalézt jedny z nejlépe zachovaných pozůstatků hmyzu, díky konzervační schopnosti mrazu, avšak je zde obtížnější manipulace při získávání- vzorek se musí vysekat apod. (Elias, 2010). Specifickým zdrojem subfosilií jsou i asfaltová jezírka, jako například La Brea Tar Pits v Kalifornii, kde jsou nálezy hmyzu ve velmi zachovalé formě (Miller a Peck, 1979). V neposlední řadě je pro (zejména pozdní) kvartér nutné vzít v potaz i místa, která byla pod vlivem člověka, ať už různé umělé nádrže, pozůstatky obydlí, odpadní jámy apod., které jsou především zdrojem informací o způsobu života našich předků, ale dají se využít jako zdroj informací o entomofauně v okolí osídlených oblastí (Coope, 2006). Dalším zajímavým zdrojem mohou být různé pozůstatky po činnosti hmyzu, jako třeba různé chodbičky (Ratcliffe a Fagerstrom, 1980; Holden a Harris, 2013) či zachovalé hálky (Holden a kol., 2015). Dále pak v norách hlodavců (*Neotoma* spp.) můžeme najít zakonzervované zbytky různého materiálu nanošeného dovnitř a to i včetně hmyzu (Elias, 1990). Ale dají se také využít stopy po okousání od herbivorního hmyzu na fosilizovaných rostlinných zbytcích (Adroit a kol., 2016) či stopy po hmyzu živícím se kostmi a jinými zbytky odumřelých organismů (Holden a kol., 2013), avšak tento způsob výzkumu kvartéru není předmětem zájmu této práce, zde se budu hlavně věnovat výzkumu přímo hmyzích subfosilií.

Samotný postup sběru materiálu je zpracován na základě práce od Eliase (2010). Po vyhodnocení lokace, se dostaneme k samotnému odebrání vzorků. Nejprve je nezbytné odstranit případné recentní sedimenty, které by jej kontaminovaly a zabránily kvalitní analýze. Poté je vhodné určit tzv. základní vrstvu, tedy snadno odlišitelnou hranici mezi jednotlivými vrstvami sedimentů. Dalším krokem je již odebrání vzorků, které se z pravidla vykonává v 5 až 10 centimetrových odstupech.

U organicky bohatých sedimentů se vzorky získávají prostým odebráním. Chudší sedimenty je vhodné odebrat ve větším množství a vše propláchnout profiltrovanou vodou, aby neobsahovala jiné nežádoucí zbytky, za použití síta o průměru 0,3-0,5 mm. Je také dobré si uchovat neprofiltrovaný vzorek pro porovnání. Získané zbytky organického materiálu, se pak vloží do označených igelitových sáčků a pečlivě uzavrou, aby nedocházelo k vysychání a tím způsobené degradaci skleritů exoskeletu hmyzu.

Posledním krokem je již samotná extrakce hmyzích těl od ostatních organických zbytků. Existuje několik metod a je otázkou preference a dostupného materiálu, jakou se rozhodneme zvolit. Mezi nejvíce používané patří petrolejová metoda, která spočívá ve schopnosti petroleje navázat se pouze na sklerity exoskeletu hmyzu a oddělit je tak od zbylého materiálu. Podrobnější postup je znázorněn na obr. 6. Tato metoda má však nevýhodu, že se petrolej nemusí dostatečně navázat na příliš těžké či malé části. Vzorek je pak vhodné dotřídit ručně pod mikroskopem. Získané zbytky exoskeletu poté uložíme do 95% etanolu, kde se zakonzervují a jsou připraveny k identifikaci.



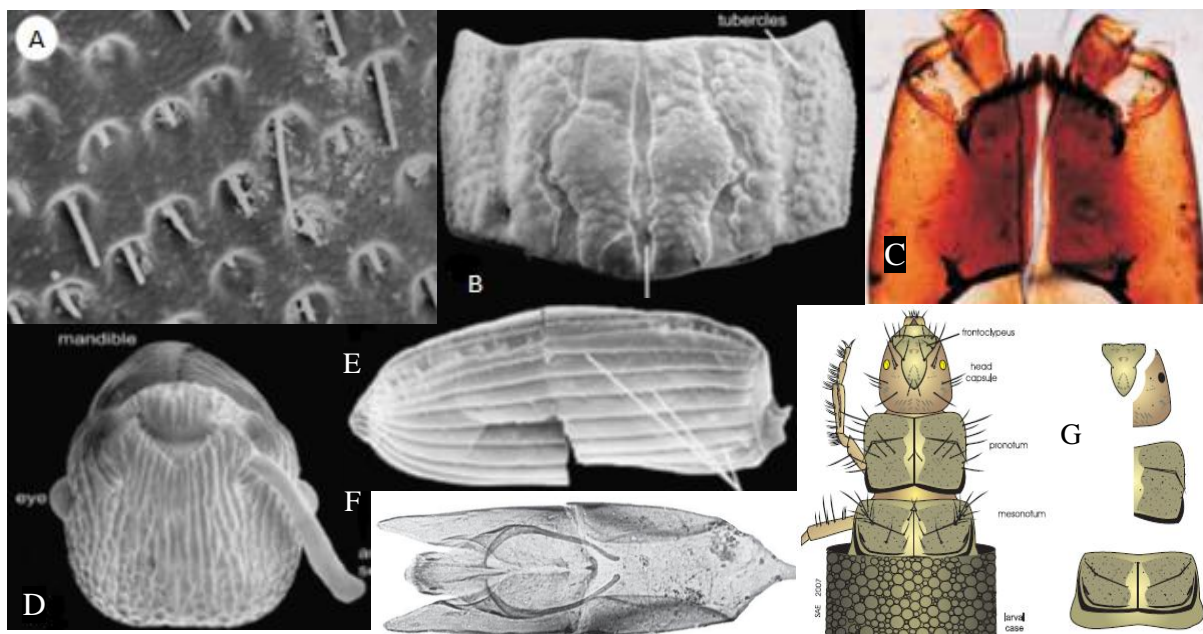
Obr. 6: Schéma postupu extrakce hmyzích subfosilií dle typu sedimentu (přeloženo dle Elias (2010))

## 2.2. Identifikace nálezů:

Mezi nejhojnější nálezy patří exoskelet hmyzích druhů disponujících silně sklerotizovanou kutikulou, která je odolná vůči rozkladu. Tedy nejčastěji brouků (Coleoptera), dále pak například mravenců (Hymenoptera: Formicidae), či larev pakomárů (Diptera: Chironomidae). Jedná se zpravidla o části (polo)krovek, hrudě (pronotum), hlavových kapsulí (včetně ústního ústrojí), či samčích pohlavních orgánů (aedeagus) (viz. obr. 7).

Jednotlivé části hmyzu, vzhledem k jejich velikosti a především kvůli využití mikroskopických znaků na jejich povrchu, zkoumáme pod mikroskopem. Vhodné je využít polarizovaný zdroj světla, díky zabránění odlesku povrchu zkoumaného materiálu. Důležitým znakem k určení jednotlivých druhů jsou především sěty, či různé tvary a struktury (rýhy, tvar mandibul, pozice očí apod.) (Elias, 2010). Zajímavé je i využití zbarvení hmyzích těl, především kovového zbarvení u některých brouků. Pigmentové zbarvení se zpravidla nezachovává, ale přesto lze alespoň odlišit jednotlivé ornamenty (Tanaka a kol. 2010).

Dle těchto znaků lze určit subfossilní nález do vyšších taxonomických skupin. Každý taxon má specifické znaky, které lze dohledat ve specializovaných klíčích. Pro usnadnění je vhodné zkoumaný vzorek nejprve porovnat třeba s fotografiemi, popisy v atlasech či ve sbírkách, které pomůžou zúžit výběr a zjednodušit tak samotnou determinaci.



Obr. 7: Ukázky nálezů subfossilního hmyzu (převzato z Elias, 2010).

(A-sěty (*Thanatophilus truncatus*, Silphidae), B- pronotum (*Helophorus auricollis*, Helophoridae), C- hlavová kapsule (*Heterotrissocladius* sp., Chironomidae), D- hlavová kapsule (*Myrmica alaskensis*, Formicidae), E- krovky (*Selenophorus gagatinus*, Carabidae), F- aedeagus (*Helophorus aequalis*, Helophoridae), G- perokresba nejčastěji zachovaných částí larvy chrostíka, Trichoptera)

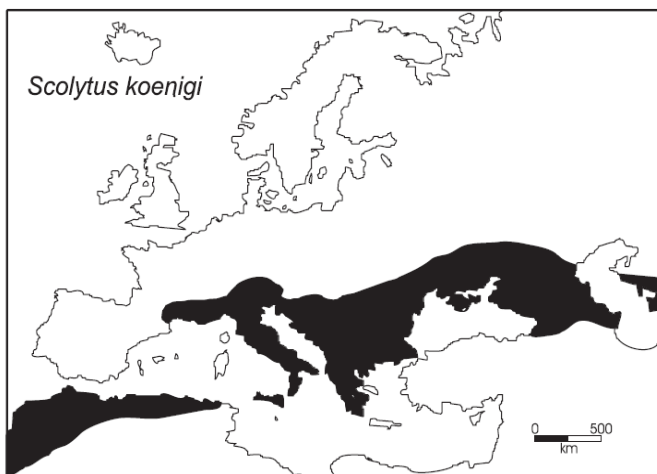
### 3. VÝZNAM PRO JEDNOTLIVÁ ZAMĚŘENÍ:

Po určení nalezených subfosilií je dalším krokem již samotná rekonstrukce dané lokality dle zaměření výzkumu. Jak již bylo řečeno výše, výhodou kvartérních subfosilií je to, že se jedná o recentní druhy, dle kterých je možno porovnávat se současnými lokalitami jejich výskytu. Na základě zjištění rozšíření či migrace, lze celkem s jistotou vyhodnotit například, jaké podnebí panovalo v dané lokalitě v určitém období kvartéru. Je možno také sledovat dynamiku zalednění, průběh změn klimatu, charakter a vývoj prostředí apod.

#### 3.1. Zoogeografie

V této kapitole jsou představeny studie vybraných území s důrazem na změnu v areálu rozšíření určitého druhu. Zoogeografie jakožto součást biogeografie, která se opírá o (sub)fossilní nálezy, je důležitou složkou poznání daného území a zároveň klíč k pochopení vývoje populací a krajiny. Migrace hmyzu většinou úzce souvisí s klimatickými změnami.

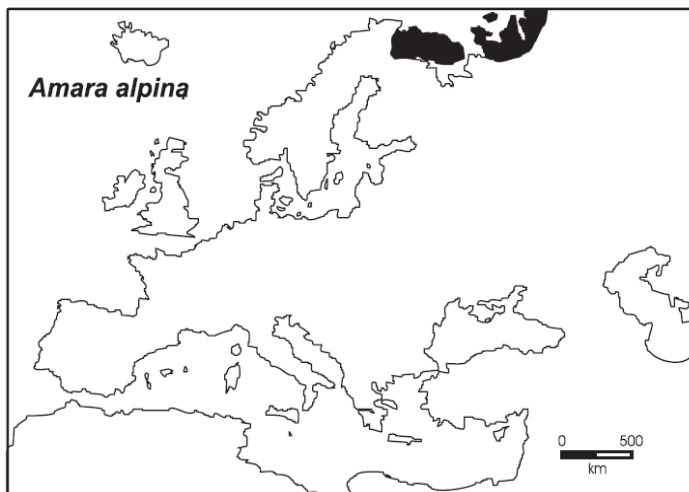
Mezi nejlépe prozkoumané oblasti patří Britské ostrovy (viz. obr. 5). Byla zde učiněna řada nálezů z období celého kvartéru a mapující dynamiku druhové skladby hmyzu. Na základě prací Coopa (2000, 2010a) můžeme zrekonstruovat průběh posledního interglaciálu (= Eemian/MIS 5e) a krajinný ráz v tomto období. Mezi nalezené druhy patří *Bembidion elongatum* Dejean, 1831 (Carabidae), žijící v současnosti mimo jiné na Pyrenejském poloostrově a v Turecku, dále pak *Onthophagus massai* Baraud, 1975 (Scarabaeidae), který se recentně vyskytuje pouze na Sicílii. Další zajímavý zástupce je *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890 (Curculionidae), který je vázaný na javory (*Acer* spp.) a jehož výskyt je vyznačen na obr. 8. Mezi nejexotičtější nálezy patří zástupci rodů (Scarabaeidae): *Drepanocerus* Kirby, 1828 a *Heptaulacus* Mulsant, 1842, žijící v současnosti v Africe. Na základě nálezů se tak zjistilo, že zde panovalo mnohem teplejší klima a krajina odpovídala více středomořskému typu.



Obr. 8: Recentní rozšíření *S. koenigi*  
(převzato z Elias, 2010)



Další studie ze Skotska (Bos a kol., 2004) z období posledního glaciálu (= Devensian/ MIS 5d až 2) zjistila, že zde žili druhy: *Diacheila polita* Faldermann, 1835 (Carabidae), v současnosti žijící na poloostrovech Kola a Kanin, na Aljašce a v Yukonu, dále pak *Amara alpina* (Paykull, 1790) (Carabidae), vyskytující se na severovýchodě Skandinávie (viz. obr. 9) a jedná se o nejseverněji žijící druh brouka v severní Americe.



Obr. 9: Recentní rozšíření *A. alpina*  
(převzato z Elias, 2010)

Z období dalšího interglaciálu (= MIS 7) lze nálezy dohledat v práci Coopa (2010a) a Langforda a kol. (2014a), kde se však nenašlo příliš

exotických druhů, na kterých by byl zajímavý zoogeografický posun. Z nejzajímavějších lze alespoň zmínit *Oxytelus* (*Anotylus*) *gibbulus* Eppelsheim, 1877 (Staphylinidae), v současnosti žijící na Kavkaze a jehož pozůstatky byly nalezeny i z posledního interglaciálu, avšak v omezenější míře než v tomto období. Pravděpodobně byla tato období klimaticky obdobná. Nálezy z období ostatních interglaciálů jsou zpracovány opět v práci Coopa (2010a), mezi zajímavé nálezy patří *Stenoscelis* (*Brachytemnus*) *submuricatus* Schönherr, 1832 (Curculionidae), který byl nalezen na nalezištích z interglaciálů Purfleet (= MIS 9) a Hoxnian (= MIS 11). Tento druh je xylofágní a recentně se vyskytuje na jihozápadě Evropy. Dalším zajímavým druhem je *Micropeplus hoogendorni* Matthews, 1970 (Micropeplidae), který byl považován za vyhynulého na konci třetihor, avšak jeho výskyt byl potvrzen i v období středního pleistocénu (= Cromerian/MIS 13) a jemu podobný druh *Micropeplus dokuchaevi* Ryabukhin, 1991 (Micropeplidae) nalezneme dnes na Sibiři.

Nejpozoruhodnější nález z Britských ostrovů je bezesporu výskyt druhu *Aphodius holdereri* Reitter 1900 (Scarabaeidae), který se recentně vyskytuje pouze v oblasti Tibetské náhorní plošiny. Poměrně početné nálezy byly učiněny z období posledního glaciálu, což dokazuje, že tento druh měl ještě poměrně nedávno mnohem širší rozšíření (Coope, 1973).

Studie byly v Evropě dále učiněny na území Francie. Mezi zajímavé druhy patří *Eucnecosum brachypterum* (Gravenhorst, 1802) (Staphylinidae), žijící recentně především ve Skandinávii, který byl nalezen na nalezištích z pozdního posledního glaciálu (Ponel a kol., 2005). Dalším zkoumaným obdobím byl střední pleistocén, neboli období tzv. Holsteinian (MIS 11), kde byl nalezen druh: *Chlaenius costulatus* Motschulsky, 1859 (Carabidae), žijící na severovýchodě Evropy (Field a kol., 2000). Druh *Patrobus assimilis* Chaudoir, 1844 (Carabidae), byl nalezen na obou zmíněných nalezištích, ale také i na nalezišti z období mladšího dryasu (Ponel a kol., 2007), recentně se tento druh nevyskytuje na území Francie, ale spíše severněji v Evropě, ale také na našem území zejména ve vyšších polohách.

Další zemí, kde byly nalezeny subfosilie druhů *D. polita* a *A. alpina* z období posledního glaciálu, je Švýcarsko (Coope, 2007 a Lemdahl, 2000). Zajímavým nálezem byli také někteří vybraní zástupci rodu *Pterostichus* Bonelli, 1810 (Carabidae), žijící kupříkladu na Sibiři a Aljašce, na nalezištích opět z posledního glaciálu či nálezy z období mladšího dryasu: *Holoboreaphilus nordenskiöldi* (Mäklin, 1878) (Staphylinidae), žijící na souostroví Nová země či na Aljašce a *Agabus arcticus* (Paykull, 1798) (Dytiscidae), recentně se vyskytující na severu Evropy.

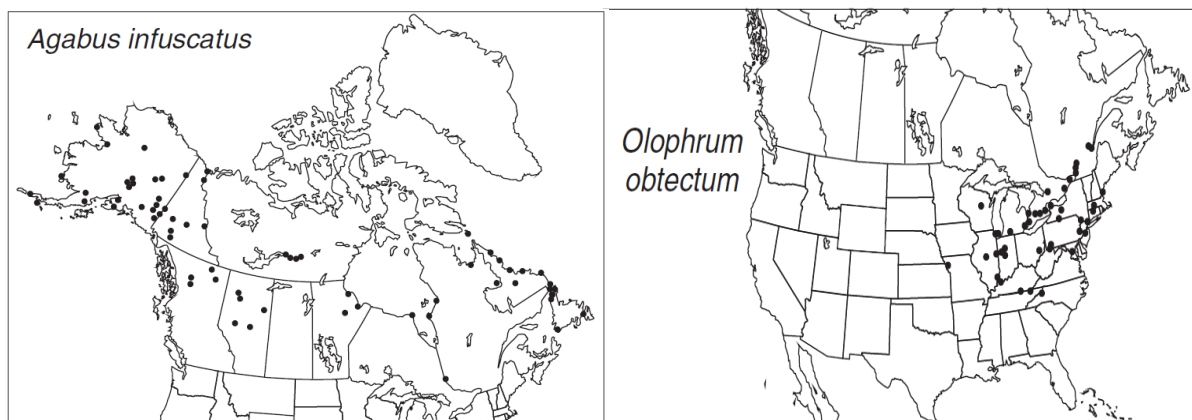
Jiné významné území, kde byla učiněna řada studií je oblast východní Sibiře a okolí Beringova zálivu (tzv. Beringie). Jak je patrné z nálezů výše, v současné době se na tomto území vyskytuje hned několik druhů, které se během kvartéru rozšířili až do Evropy (například *D. polita*, *Pterostichus* spp.). Na tomto území můžeme sledovat spíše rozsah jejich rozšíření po kontinentu. Například ale v práci od Kuzminy a Sher (2006) lze vypočítat rozdíly ve fauně na přelomu holocénu a pleistocénu. Mezi časté druhy patří *Morychus viridis* Kuzmina a Korotyaev, 1987 (Byrrhidae), reprezentující zástupce stepi a dále *Phosphuga atrata* (Linnaeus, 1758) (Silphidae), jakožto představitel fauny tajgy.

Nálezy z několika dalších sibiřských lokalit z období posledního interglaciálu (=MIS 5e) mapuje Kuzmina (2015). Mezi nálezy patří opět *D. polita*, *M. viridis*.

Studie Eliase (2000) mapuje nálezy z Aljašky a Yukonu. Opět zde byli nalezeni typičtí zástupci této oblasti, u kterých lze však dokumentovat i rozšíření po americkém kontinentu. Například *Helophorus splendidus* Sahlberg, 1880 (Helophoridae), byl nalezen v Coloradu z období konce pleistocénu a dále *Blethisa catenaria* Brown, 1944 (Carabidae) byl nalezen z období posledního glaciálu (= Wisconsin/MIS 2) na území Pensylvánie.



Zůstaneme-li ještě v Severní Americe, tak za zmínku stojí studie Eliase (2014b), která mapuje hmyzí nálezy v Coloradu z období odpovídající MIS 5 a jeho několika fázím. Mezi nalezené druhy, které mají výraznější změnu v areálu rozšíření, patří: *Agabus infuscatus* Aubé, 1838 (Dytiscidae), žijící recentně v Kanadě a na Aljašce, a dále *Olophrum obtectum* Erichson, 1840 (Staphylinidae), recentně se vyskytující na severovýchodě USA (viz. obr. 10).

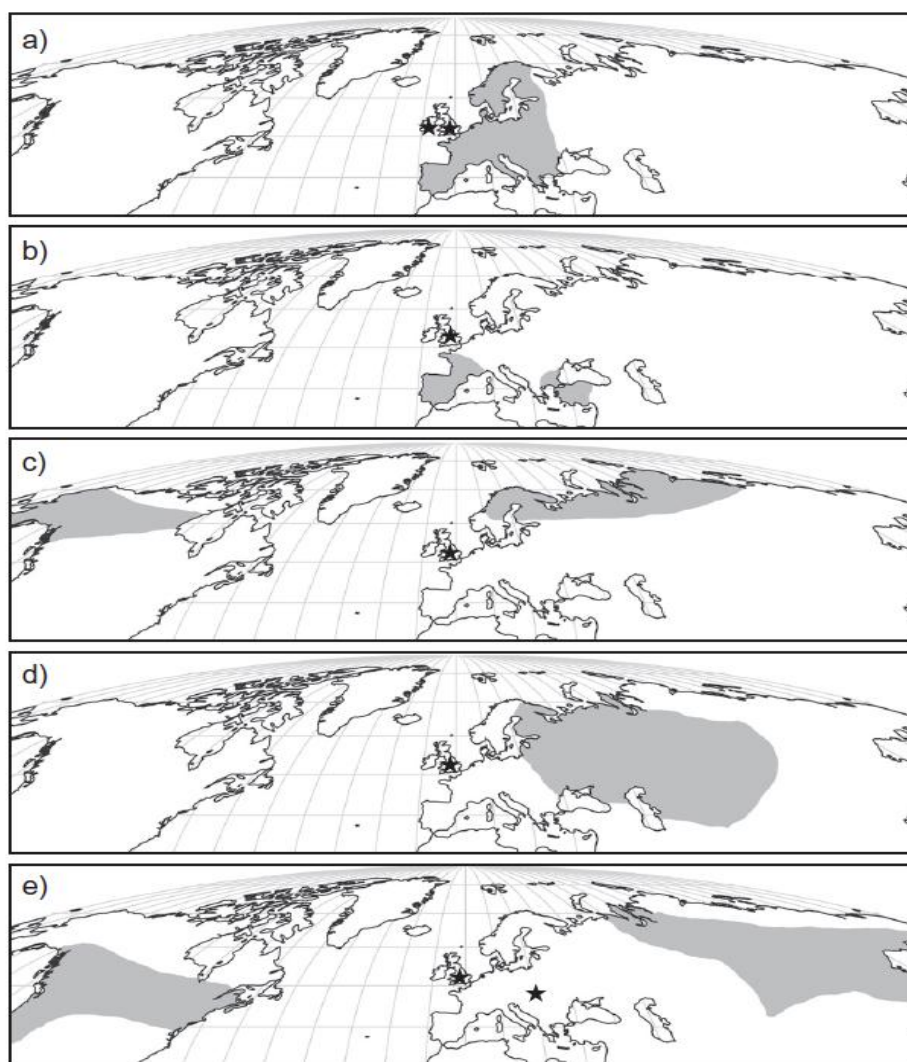


Obr. 10: Recentní nálezy *A. infuscatus* a *O. obtectum* (převzato z Elias, 2014b)

Zajímavá studie byla učiněna i na území Grónska (Böcher, 2012, 2015). K nálezům, které se zde již nevyskytují, patří *A. alpina* z období posledního interglaciálu (=MIS 5e), či *Pterostichus* spp. ze začátku pleistocénu a dále pak *Phratora polaris* (Schneider, 1886) (Chrysomelidae), žijící v současné době ve Skandinávii či Islandu, který byl nalezen z období začátku holocénu. Za zmínku také stojí, že se dříve předpokládalo, že entomofauna Grónska byla rozšířena z větší části díky lidem, kteří kolonizovali toho území v průběhu holocénu, avšak z dnešního pohledu je tato teorie již neplatná.

Poslední území, které zmíním, je Nový Zéland, kde byly učiněny nálezy z období MIS 3 (Marra a kol., 2009). Studie mapuje nalezené druhy a jejich dynamiku v rámci Severního a Jižního ostrova v porovnání se současností. Mezi nalezené druhy patří *Cyclaxyra impressa* Broun, 1915 (Phalacridae), s moderním rozšířením pouze na Jižním ostrově, avšak s nálezy na jihu ostrova Severního.

Zajímavou prací je pak Abellán a kol. (2011), kde autoři shrnuli výzkum na evropskýchruzích vodních brouků. Jedná se o naleziště napříč kontinentem, ať už Britské ostrovy, Skandinávie, ale i Grónsko atd. Mezi nalezené druhy patří zástupci čeledí jako například Gyrinidae, Dytiscidae, Hydrophilidae a další. Naleziště byla z období od středního pleistocénu, až především po přelom pleistocénu a holocénu. V této práci zejména najdete několik nálezů, které slouží jako velmi názorná ukázka několika typů zoogeografických posunů (viz. obr. 11).



Obr. 11: Ukázka specifických druhů posunů areálů na vybranýchruzích vodních brouků:

- (a) ostrovní extinkce (*Helophorus glacialis*, Helophoridae)
- (b) průnik jižních druhů severněji (*Dupophilus brevis*, Elmidae)
- (c) průnik severních druhů na jih (*Ilybius vittiger*, Dytiscidae)
- (d) posun v rámci zeměpisné délky (*Laccobius decoratus*, Hydrophilidae)
- (e) významný přesun areálu (*Helophorus orientalis*, Helophoridae)

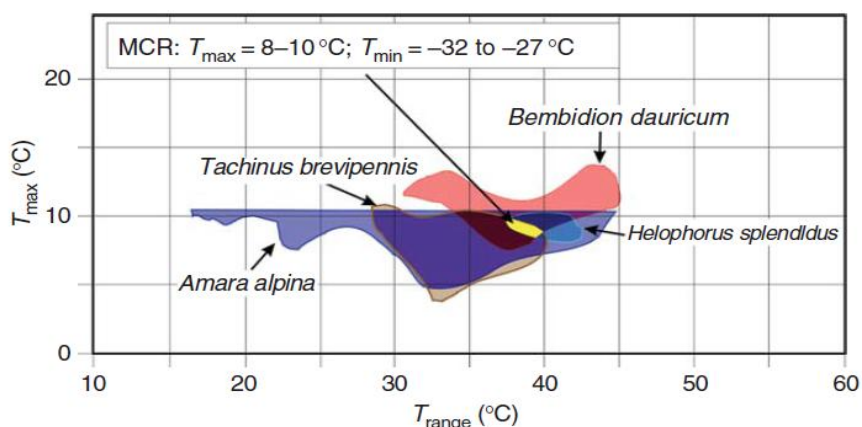
Šedá oblast značí recentní výskyt, hvězdy pak lokalitu naleziště (převzato z Abellán a kol., 2011).

### 3.2. Paleoklimatologie

Na základě určení druhu, dynamiky jeho areálu rozšíření během kvartéru (viz. minulá kapitola) a znalosti jeho teplotních nároků ze současných nalezišť, lze provést rekonstrukci klimatu, které panovalo na studovaném území v určitém čase. K vyhodnocování lze použít hned několik metod, avšak nejvíce využívanou je tzv. MCR (Mutual Climatic Range), která je dále podrobněji popsána. Další část této kapitoly pak tvoří již konkrétnější výsledky z vybraných lokalit a jejich porovnání. V poslední části je pak hmyz představen jako klimatický indikátor.

#### MCR metoda

Tato metoda byla vytvořena speciálně pro využití hmyzu jako materiálu k vyhodnocení paleoklimatu. Její počátky lze dohledat v 80. letech minulého století a mezi její zakladatele patří Timothy Atkinson a Russell Coope. Pro metodu se využívají především predátoři či mrchožrouti, díky tomu, že jsou nejvíce náchylní na klimatické změny a nejsou vázáni na vegetaci. Zjednodušeně lze říct, že její princip spočívá ve stanovení klimatických nároků pro jednotlivé nalezené druhy podle jejich recentního výskytu a dat z meteorologických měření z okolí. Zkoumanými parametry jsou: průměrná teplota v nejteplejším měsíci ( $T_{\max}$ ) a dále rozdíl teplot mezi nejteplejším a nejchladnějším měsícem ( $T_{\text{range}}$ ). Tato data se vloží do vztahu (jehož přesné znění záleží na regionu- každý kontinent má trochu odlišné hodnoty), ze kterého vznikne grafické znázornění rozsahu klimatických nároků druhu. A na základě překryvu těchto nároků se vyhodnotí charakter klimatu ve zkoumané lokalitě (viz. obr. 12). Hlavní nevýhodou této metody je tedy nutnost poměrně většího množství nálezů či dat a je ji možno využít jen ve více zmapovaných regionech, jako je Evropa nebo Severní Amerika. Ve zbytku světa se většinou používají obdobné metody, avšak s využitím i jiných dat, například pro oblast Austrálie a Nového Zélandu jsou to metody BIOCLIM či MLE (Elias, 2010).



Obr. 12: Ukázka výsledků MCR metody pro vybrané druhy brouků (převzato z Elias, 2007).

## Paleoklimatická studia

Dynamika proměn paleoklimatu ve Velké Británii je jasně patrná v práci Coopa (2010a), který zpracovává naleziště z několika interglaciálů z oblasti jihovýchodní Anglie. Nejmladším obdobím je poslední interglaciál, neboli Eemian či lokálně Ipswichian (= MIS 5e). Zde byly na základě MCR metody zjištěny průměrné teploty v nejteplejším měsíci ( $T_{\max}$ ) nad 20 °C a v nejchladnějším ( $T_{\min}$ ) okolo 0 °C, avšak na základě hojného zastoupení jihoevropských druhů v nálezech z toho období, lze očekávat, že hodnoty byly o něco vyšší, než je předpoklad. Jedná se o druhy jako *Onthophagus massai* (Scarabaeidae) či *Scolytus koenigi* (Curculionidae). Toto období lze dále srovnat se starší prací z obdobných lokalit (Coope, 2000), kde vyšly hodnoty  $T_{\max}$ : 18 až 24 °C a  $T_{\min}$ : -6 až +6 °C, po korekci  $T_{\max}$ : 21 °C a  $T_{\min}$ : +4 °C. Je zde tedy patrné, že průměrné teploty byly s největší pravděpodobností opravdu vyšší, než předpokládá první studie.

Dalším obdobím je Aveley (= MIS 7), kde vycházejí obdobné hodnoty, jako v předchozím.  $T_{\max}$  v rozpětí 16 až 23 °C a  $T_{\min}$  mezi -7 až +6 °C. Pro toto období byly do MCR použity druhy jako třeba *Aphodius carpetanus* Graells, 1847 (Scarabaeidae) či *Anotylus gibbulus* Eppelsheim, 1877 (Staphylinidae).

Dále je pak zkoumáno období MIS 9, kde na jednotlivých nalezištích bylo dospěno k odlišným výsledkům, avšak v průměru lze říct, že zjištěné teploty pro  $T_{\max}$  jsou v rozmezí 17 až 20 °C a pro  $T_{\min}$  zhruba v hodnotách mezi -4 až +1 °C. Mezi druhy z tohoto období patří: *Caccobius schreberi* (Linnaeus, 1767) a *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) (oba Scarabaeidae).

Následným obdobím je pak MIS 11 neboli Hoxnian. V tomto období byly zjištěny hodnoty  $T_{\max}$ : 15 až 19 °C a pro  $T_{\min}$ : -10 až +6 °C, což odpovídá současným hodnotám a tomu i odpovídá, že nalezené druhy tvoří zdejší běžnou entomofaunu, avšak nebyly specifikovány.

Nejstarším obdobím je pak Cromerian (= MIS 13). Opět na základě porovnání několika stanovišť bylo zjištěno, že teploty v létě se pohybovaly okolo 15 °C a v zimě v rozpětí -4 až +2 °C. Toto období Coope (2010b) dále zpracovává na nalezišti na východním pobřeží Anglie v hrabství Norfolk. Nalezené druhy se recentně vyskytují v jižní Anglii a autor předpokládá, že i paleoklima odpovídalo této oblasti. Na základě MCR vyšly teploty v červenci mezi 16 a 19 °C a v lednu -3 až 5 °C, což odpovídá předpokladu a zjištěné hodnoty jsou i srovnatelné s výsledky z předchozí práce.

Co se týká oblasti tzv. Beringie, zajímavou prací je rozhodně studie od Eliase (2000), kde najdeme poměrně obsáhlou tabulku s hodnotami pro MCR metodu nalezených druhů, rozdělených do jednotlivých zoogeografických kategorií na základě recentního výskytu (viz. tab. 1). Výsledkem této analýzy byly celkové hodnoty, které na základě průniku jednotlivých kategorií v oblasti výzkumu (Aljaška, Yukon) koncem pleistocénu předpokládají rozpětí průměrných teplot v létě zhruba mezi 10 a 15 °C a v zimním období okolo -20 °C.

Tab. 1: Vybrané druhy brouků (Coleoptera) a jejich hodnoty pro MCR z oblasti Beringie (Elias, 2000)

Druh (čeleď)	T <sub>min</sub> (°C)	T <sub>max</sub> (°C)
<i>Agabus arcticus</i> (Dytiscidae)	-37.5 až +0.5	7 až 17.5
<i>Agonum exaratum</i> (Carabidae)	-37 až -17	8 až 18
<i>Amara alpina</i> (Carabidae)	-39.5 až -5.5	5 až 10.5
<i>Aphodius distinctus</i> (Scarabaeidae)	-33 až +8.5	9.5 až 27
<i>Bembidion breve</i> (Carabidae)	-31.25 až +0.5	7 až 20.5
<i>Carabus truncaticollis</i> (Carabidae)	-42 až -9.25	3.5 až 17.25
<i>Cercyon marinus</i> (Hydrophilidae)	-35 až +3.5	9.5 až 23
<i>Diacheila polita</i> (Carabidae)	-41.75 až 0	2.5 až 16
<i>Elaphrus lapponicus</i> (Carabidae)	-35 až -1.75	10.5 až 16.25
<i>Helophorus oblongus</i> (Hydrophilidae)	-37.25 až +4	7 až 24.5
<i>Hydraena angulicollis</i> (Hydraenidae)	-29.25 až -2	13.5 až 24
<i>Hydroporus notabilis</i> (Dytiscidae)	-35.5 až 0	8 až 20.5
<i>Micropeplus sculptus</i> (Micropeplidae)	-19 až +9	15.5 až 29
<i>Nebria nivalis</i> (Carabidae)	-42 až -10	3 až 15.5
<i>Olophrum latum</i> (Staphylinidae)	-36 až -0.5	8.5 až 16.5
<i>Pterostichus similis</i> (Carabidae)	-37.5 až -6.5	5.5 až 15.5
<i>Pycnoglypta lurida</i> (Staphylinidae)	-34.5 až +4.75	9.5 až 24
<i>Tachyporus canadensis</i> (Staphylinidae)	-34 až +6.25	10 až 23.75
<i>Thanatophilus coloradensis</i> (Silphidae)	-34 až -10	10.5 až 15

Jako další příklad uvedu studii z východní Anglie od Langforda a kol. (2014b), která využívá nejen metodu MCR, ale i tzv. MOTR (Mutual Ostracod Temperature Range), kde se využívají korýši- lasturnatky (Ostracoda). Průnikem těchto metod se zjistily průměrné teploty v obdobích. První naleziště odpovídá pravděpodobně MIS 3 a na základě MCR druhů jako *Acidota crenata* (Fabricius, 1792) (Staphylinidae) či *Dyschiriodes globosus* (Herbst, 1783) (Carabidae) zde byly zjištěny průměrné teploty v létě mezi 10 a 13 °C a v zimě mezi -25 až -12 °C, avšak dle MOTR vyšly teploty v letním období mezi 15 a 23 °C a v zimě -1 až +5 °C. Je očividné, že pro toto období nedošlo k protnutí, což může být způsobenou kupříkladu tím, že vzorky pocházejí z různých fází daného období, které byly teplotně rapidně odlišné. Další zkoumané období odpovídá MIS 6, kde se již metody překryly a společné hodnoty vyšly pro  $T_{\max}$ : 11 až 16 °C a pro  $T_{\min}$ : -8 až -2. Pro MCR byly použity např. *Helophorus grandis* Illiger, 1798 (Hydrophilidae) a *Pycnoglypta lurida* (Gyllenhal, 1813) (Staphylinidae). Posledním obdobím je pak MIS 8, které se opírá o dvě naleziště. Co se týká letních teplot, tak na základě obou nalezišť vychází obdobné hodnoty v rozpětí 12 až 19 °C, avšak hodnoty pro zimní teploty vycházejí značně rozdílně. Na základě prvního naleziště vychází  $T_{\min}$ : -32 až +9 °C a na základě druhého pak  $T_{\min}$ : -8 až -3 °C. Jedná se pravděpodobně opět o rozdílné fáze s odlišným rázem zimního období. Pro MCR se využily druhy *Loricera pilicornis* (Fabricius, 1775) (Carabidae), *Stenus junco* Fabricius, 1801 (Staphylinidae) či opět *A. crenata*. V současnosti jsou v oblasti východní Anglie průměrné teploty v létě 17 °C a v zimě +2 °C.

Další možností k rekonstrukci paleoklimatu je pak také využití hlavových kapsulí pakomárů (Diptera: Chironomidae), jedná se o metodu: The chironomid-inferred temperature (C-IT). Tato metoda je v podstatě obdobná s MCR, jen využívá data z vodních ploch a zohledňující pouze letní období. V práci z Irska od Turnera a kol. (2015) byla za pomoci této metody zjištěna teplota během mladšího dryasu v letním období zhruba mezi 10 a 15 °C. Stejná metoda byla použita i v práci Milleta a kol. (2012), který zkoumal paleoklima v průběhu konce pleistocénu do začátku holocénu v Pyrenejích. Výsledné průměrné letní teploty měli hodnoty pro starší dryas: 11 °C, interstadiál Allerød okolo 17 °C, mladší dryas pak 15 °C a nakonec počátek holocénu, kdy vyšlo 17 °C. Tyto výsledky lze pak porovnat s výše zmíněnými hodnotami ze Švýcarska zjištěných pomocí MCR. Hodnoty se odlišují o  $\pm 2$  °C, avšak jsou zde i tak patrné teplotní rozdíly v jednotlivých obdobích.

## Hmyz jako klimatický indikátor

I bez využití některé z výše zmíněných metod, se dá na základě přítomnosti hmyzu alespoň přibližně odvodit charakter klimatu v oblasti naleziště v určitém časovém období. Zároveň využití hmyzu jako klimatického indikátoru je výhodné, díky mnohem rychlejší reakci na klimatické změny. Například oproti rostlinám (především palynologickým rekonstrukcím), které mají mnohem pomalejší schopnost se šířit, je tedy hmyz mnohem názornějším ukazatelem, zejména co se týče krátkodobých výkyvů a zároveň také umožňuje mnohem přesnější dataci jednotlivých změn.

Zajímavé výsledky na základě hmyzích nálezů jsou shrnuty v práci od Eliase (2010), kde se autor zaměřil na výrazné teplotní změny na Britských ostrovech, dále pak v Evropě a Severní Americe. V Británii bylo zjištěno, že během posledního glaciálu došlo k výraznému oteplení, které umožňovalo i růst stromů, avšak dle palynologie se zde stále nacházela tundra. Obdobný výsledek byl zjištěn i ve Švédsku, kde došlo k prodlevě mezi teplomilným hmyzem a nástupem odpovídající vegetace až o 1000 let. Jako poslední příklad uvedu Aljašku, kde po konci posledního glaciálu došlo k oteplení, čemuž odpovídá i nalezená entomofauna, která ekologicky náleží do boreální zóny a klima umožňovalo i růst typického smrku (*Picea*). Avšak k jeho rozšíření došlo až 8000 let po oteplení, za což může pravděpodobně i specifická opadavá flóra v postglaciálu této oblasti, která neumožňovala rychlejší nástup smrků.

Kuzmina (2015) porovnávala vývoj klimatu v Beringii během posledního interglaciálu. Na základě zjištěných hmyzích druhů, poté dospěla k zjištění, že v severních nalezištích byl mnohem významnější rozdíl oproti současnému klimatu, kdy zde panovalo teplejší klima. Zjištěné druhy a jejich teplotní nároky a ekologie odpovídaly prostředí otevřené keřovité tundry a to na místech, kde se recentně vyskytuje jen arktická tundra.

Otázkou je také, jak hmyz zareaguje na tzv. globální oteplování. Dle poznatků výše je patrné, že hmyz se dokáže rychle přizpůsobit klimatickým výkyvům díky schopnosti migrace. Problémem je však zásah člověka do přírody, díky kterému jsou ekosystémy roztržštěné, a hmyz se tak může stát zranitelnější. Během kvartéru prozatím nedošlo k žádnému masivnímu globálnímu vymírání hmyzích druhů a nezbyvá než doufat že ani nedojde (Ashworth, 2001).

### 3.3. Paleoekologie

V poslední kapitole, části shrnující význam kvartérního hmyzu pro jednotlivá vědní zaměření, se hmyz představí jako indikátor pro rekonstrukci ekologických vztahů v minulosti. Na základě znalosti zoogeografie a klimatických nároků nalezeného druhu, je již posledním krokem rekonstrukce samotného rázu přírodních podmínek. Jedná se bezpochyby o nejkomplexnější krok, kde se využije hned několik informací získaných z jednotlivých subfossilních nálezů, ať už se jedná o potravní nároky, či typické prostředí výskytu, respektive charakter jeho ekologické niky. Hmyz, jedna z nejúspěšnějších a zároveň i pravděpodobně nejpočetnějších skupin živočichů, je pro získání těchto dat ideální, jelikož se zástupci především brouků (Coleoptera) se můžeme setkat téměř ve všech typech prostředí, napříč zeměkoulí a poskytuje tak bezpočet dat k rekonstrukci. V následném textu budou představeny jednotlivé úhly pohledu na vyhodnocení nálezů.

Nejprve co se týká zdroje informací pro nalezený druh, tak je určitě na místě zmínit databázi BugsCEP (Coleopteran Ecology Package), která je k dispozici na webu: [www.bugscep.com](http://www.bugscep.com). Tato databáze poskytuje informace z velkého množství nalezišť a jedná se o velmi vyhledávaný zdroj dat nejen pro entomology. Pro daný druh shrnuje informace o nálezech, ekologii a také data pro MCR (viz. tab. 1) a jiné (Buckland, 2014).

Zaměříme-li se na potravní nároky jednotlivých druhů, můžeme na základě těchto poznatků zjistit, jaké jiné organismy žili spolu s daným druhem ve zkoumané lokalitě. Konkrétněji například fytofágní hmyz bývá zpravidla vázaný na určitý druh rostliny, lze tedy téměř s jistotou stanovit, že se zde daná rostlina vyskytovala, i když nejsou k dispozici palynologická data. Avšak nejen na zástupce rostlinné říše jsou vázány hmyzí řády, často se můžeme setkat i s mykofágními druhy, neboli s druhy živícími se určitými houbami.

Jako příklad úzkých vztahů mezi hmyzem a rostlinou může být jednak už výše zmíněný *Scolytus koenigi* (Curculionidae), který je vázaný na javory (*Acer* spp.) a na základě jeho nálezu můžeme konstatovat, že během posledního interglaciálu se na Britských ostrovech přirozeně vyskytoval takovýto porost (Coope, 2010a). Dále pak v práci Marry a Leschena (2004) z Nového Zélandu byla zmapována dynamika od posledního zalednění do pozdního holocénu mezi listnatým lesem reprezentovaným pabukem (*Nothofagus* spp.) a lesem jehličnatým, kde byl typický zástupce nohoplod (*Podocarpus* spp.) a to mimo jiné na základě výskytu vázaných druhů jako je: *Hypotagea lewisit* Broun, 1913 (Curculionidae) či *Parepieus purus* (Broun, 1880) (Histeridae). Podobná dynamika vývoje lesa je i zpracována



v práci Fielda a kol. (2000) z území Francie ze středního pleistocénu. Během tohoto období došlo ke změně z jehličnatého lesa s dominantním porostem smrku (*Picea abies*) a jedle (*Abies alba*) do spíše smíšeného s porostem buku (*Fagus sylvatica*). Tento posun byl zrekonstruován na základě několika druhů jako třeba: *Phthorophloeus spinulosus* (Rey, 1883) a *Rhynchaenus fagi* (Linnaeus, 1758) (oba Curculionidae). Posledním příkladem vázaných druhů budou zástupci hmyzu, jejichž výskyt je určen přítomností rašeliníku (*Sphagnum*). Jedná se například o již zmíněný druh *Diachelia polita* (Carabidae), dále pak *Cytilus auricomus* (Duftschmid, 1825) (Byrrhidae) a *Elaphrus lapponicus* Gyllenhal, 1810 (Carabidae) (Coope, 2007). V této práci se také setkáme s příkladem mykofágního hmyzu, larvy rodu *Phalacrus* spp. (Phalacridae) se živí snětí na travinách (Ustilaginomycetes).

Co se týká dravých zástupců hmyzu, tak i zde se můžeme opřít zpravidla o typické součásti jejich potravy, ať už to jsou zástupci rodu *Calosoma* (Carabidae), kteří se živí housenkami. Nebo zástupci rodu *Cychrus* (Carabidae) a konkrétní druh *Phosphuga atrata* (Silphidae), kteří loví měkkýše. A samozřejmě i známá slunéčka (Coccinellidae), která se živí mšicemi apod. (Elias, 2010).

Specifickou potravní strategií, která nám také může poskytnout informaci o dalších zástupcích fauny, nebo respektive jen potvrdí přítomnost, je využívání živočišných zbytků, či exkrementů. Mezi saprofágní druhy patří mimo jiné *Oxytelus laqueatus* (Marsham, 1802) (Staphylinidae), *Aphodius plutonicus* (Scarabaeidae), živící se výkaly herbivorních savců a *Thanatophilus coloradensis* (Wickham, 1902) (Silphidae), jehož potravou jsou odumřelí živočichové (Elias, 2014).

V neposlední řadě je nutno zmínit i druhy, které žijí v symbióze s jinými živočichy. To jak s jinými bezobratlými, ale i se savci, či s ptáky například v jejich hnízdech. Na základě jejich výskytu se tak nepřímo potvrdí výskyt i jiných živočichů.

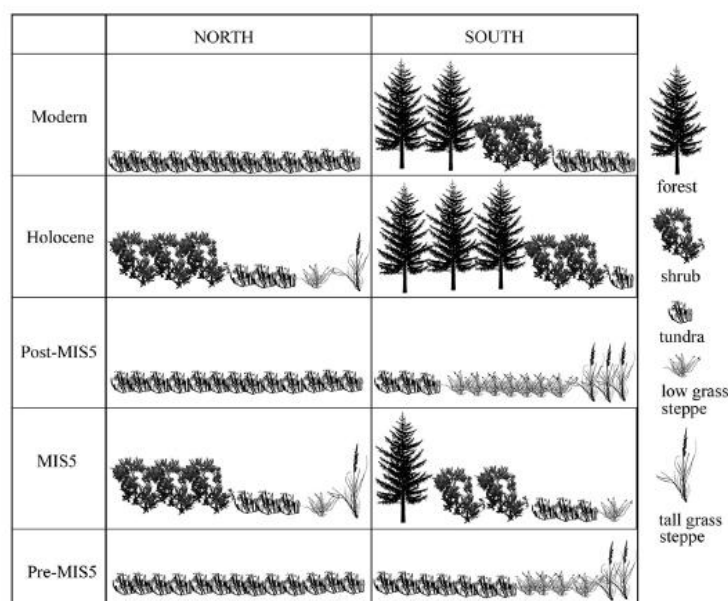
Dalším druhem informací o paleoekologii na základě nalezeného druhu může být charakter prostředí, ve kterém se recentně vyskytuje a data lze získat pouhým porovnáním, podobně jako v paleoklimatologii. Kupříkladu dle práce Coopa (1990) lze na základě nalezených druhů zjistit, že v období posledního interglaciálu byl charakter ekosystému na území Britských ostrovů podobný dnešnímu středomoří.

Základní možnou informací dále může být půdní pokryv, jelikož poměrně velké množství druhů je úzce specializovaných na daný půdní typ, ať už se jedná o písčité země či třeba lesní opadanku.

Nároky takovýchto druhů, lze najít jednak v práci Marry a Leschena (2011), kde je uvedeno, že druh *Cafius algophilus* Broun, 1894 (Staphylinidae) je vázaný na písčité prostředí a dále třeba druh *Micranthribus atomus* (Sharp, 1876) (Anthrribidae) žije v tlejících zbytcích rostlin. Dalším příkladem může být i *Amara quenseli* (Schönherr, 1806) (Carabidae), která se vyskytuje na šterkopísku (Coope, 2007).

Na základě nalezených druhů je také možno zjistit, že se ve zkoumaném období a lokalitě naleziště nacházel i poměrně odlišný biot než v současnosti, ať už třeba chladné či naopak teplé pouště, stepi nebo různá vlhká společenstva, mokřady a jiné. Jednotlivé bioty či společenstva, mají své charakteristické zástupce, na základě kterých je pak provedena odhadovaná rekonstrukce. Jako třeba na obr. 13, kde byla provedena rekonstrukce na základě přítomných hmyzích druhů a je zde patrný vývoj ekosystému v průběhu pozdního kvartéru.

Vzhledem k početnosti druhů v některých biomech, zejména tropických, zmíním jen některé bioty a vybrané druhy, které jsem dohledal v jednotlivých pracích. Nejprve začnu chladnějšími oblastmi, prvním biotem bude tundra. Typičtí zástupci toho biotu jsou uvedeni kupříkladu v práci Wettericha a kol. (2008) a jedná se mimo jiné o *Isochnus arcticus* (Korotyaev, 1976) (Curculionidae) či *Morychus viridis* (Byrrhidae), kteří jsou arktičtí, ve vlhčích tundrách jsou pak typickými zástupci *Diachelia polita* (Carabidae) a rod *Pterostichus* spp. (Carabidae). Specifickým druhem tundry jsou pak vysokohorská území, kde lze nalézt druhy, jako jsou zástupci rodu *Tachinus* spp. (Staphylinidae) a dále druh *Bembidion breve* (Motschulsky, 1845) (Carabidae) (Elias, 2014).



Obr. 13: Změny vegetace v oblasti západní Beringie (převzato z Kuzmina, 2015)

Mezi typickou entomofaunu tajgy patří *P. atrata*, zástupci rodu *Pissodes* spp. (Curculionidae), *Notiophilus sylvaticus* (Eschscholtz, 1833) (Carabidae) a *Camponotus herculeanus* (Linnaeus, 1758) (Formicidae) (Kuzmina a Sher, 2006).

Opačným „extrémem“ jsou pak pouště a polopouště. Reprezentanty tohoto biomu jsou například *Ophryastes argentatus* LeConte, 1853 (Curculionidae) a *Embaphion muricatum* (Say, 1824) (Tenebrionidae) (Elias, 2010).

Co se týká tropického deštného lesa, tak ve zdejší diverzitě je těžké vybrat charakteristické zástupce, avšak přesto zmíním zajímavou práci, kde se využívají termity (Isoptera) jako indikátor dynamiky mezi savanou a pralesy v jihovýchodní Asii (Gathorne-Hardy a kol., 2002).

Zástupci lesů mírného pásma byly již v podstatě představeny výše v odstavci o vazbách hmyzu s rostlinou, na základě kterého se dá poměrně snadno určit charakter lesa. Zástupci středomořské fauny byly představeny v kapitole o zoogeografii, konkrétně se jedná o několik druhů nalezených v období posledního interglaciálu na Britských ostrovech (jako např. *Onthophagus massai* (Scarabaeidae)).

Pro vodní společenstva je pro přesnější určení paleoekologie lepší rozdělit nalezené druhy do jednotlivých typů prostředí, které obývají. Na základě tohoto zjištění si poté můžeme udělat ucelenější představu o rázu krajiny. Je třeba možno určit, zda se v dané lokalitě nacházely stojaté vody, či prameniště, neboť ve vodních společenstvech se setkáme s velkým množstvím specifických vodních druhů hmyzu. Mezi časté nálezy patří druhy brouků z rodů

*Hydrobius* (Hydrophilidae), *Agabus* (Dytiscidae), *Hydraena* (Hydraenidae) a tak dále žijící spíše v klidných vodách, jako jsou různé tůně či klidné meandrující řeky. Rychle tekoucí vody (horské potoky, prameniště) jsou pak domovem například pro druh *Elmis aenea* (Müller, 1806) (Elmidae). Dalším typem vodního společenstva jsou pak různé mokřady, kde lze nalézt mimo jiné *Trechus secalis* (Paykull, 1790) (Carabidae), který žije v zamokřených lesech, dále pak *Rhantus grapii* (Gyllenhal, 1808) (Dytiscidae) či *Oodes gracilis* Villa a Villa, 1833 (Carabidae). Zajímavým příkladem je pak druh *Helophorus glacialis* Villa a Villa, 1833 (Hydrophilidae), který obývá velmi studené vody nacházející se v blízkosti tání ledovce a na základě jeho migrace lze pak pozorovat postup zalednění (Coope, 2007, 2010a,b).

Avšak nejen brouci tvoří zástupce vodní entomofauny, mezi časté nálezy také patří chrostíci (Trichoptera), kde lze najít hlavové sklerity a případně i schránky larev. I zde lze odlišit druhy klidných vod jako *Athripsodes aterrimus* (Stephens, 1836) (Leptoceridae) a *Phryganea bipunctata* Retzius, 1783 (Phryganeidae) (Greenwood a kol., 2006). A rychleji tekoucích, jako jsou prameniště, kde najdeme druhy: *Hydropsyche pellucidula* (Curtis, 1834) (Hydropsychidae) a *Brachycentrus subnubilus* Curtis, 1834 (Brachycentridae) (Wiberg-Larsen a kol., 2001).

Specifickým typem vodního společenstva jsou slaná či brakická jezera. Jako indikátor dynamiky zasolení mohou být využity larvy pakomárů (Chironomidae), konkrétně se jedná mimo jiné o druhy *Cricotopus ornatus* (Meigen, 1818), *Chironomus salinarius* Kieffer, 1915 a *Microchironomus deribae* (Freeman, 1957). Na základě přítomnosti právě pakomárů je možno také sledovat změny mořské hladiny (Heinrichs a Walker, 2006).

Co se týká teplotních nároků hmyzích druhů, tak hmyz se dělí v zásadě jako každý jiný organismus na eurytermní, který snese velké výkyvy teplot a dále stenotermní, snášející jen malé výkyvy a které lze dále dělit na teplo či studeno milné. Konkrétní údaje jsou pak základní částí pro MCR metodu (viz kapitola 3.2.). Pro paleoekologii se nejedná o příliš signifikantní údaje.

## **4. ZÁVĚR:**

Motivací k sepsání této práce byla především snaha o položení pomyslného základního kamene k dalším pracím. Kvartérní paleoentomologie se přes skromné začátky stala rychle se rozvíjejícím oborem, který postupně proniká na univerzitní a jiná výzkumná pracoviště po celém světě. Díky novým poznatkům, metodám a prohlubování znalostí o hmyzí historii během posledního geologického období, se tak objevují stále nová zjištění, která dotvářejí ucelenější obraz o průběhu jednotlivých klimatických stádií a i dalších faktorech.

Subfossilní nálezy kvartérního hmyzu indukují mnohé zoogeografické posuny, které ukazují ohromnou migrační schopnost hmyzu. Recentní disjunktní areály či zdánlivě endemické druhy jsou často jen relikty po rozsáhlejších areálech, kterých hmyz dosahoval v průběhu kvartéru a i v předcházejících obdobích. Hlavním činitelem těchto areálových změn byly především klimatické změny. Některé druhy hmyzu korespondují s klimatickými změnami a proto je lze využít jako indikátor, který umožňuje rozšířit vědomosti o dynamice paleoklimatu. Konkrétněji například na základě MCR metody je možno poměrně přesně vypočítat průměrné teploty ve zkoumané oblasti. V neposlední řadě je hmyz důležitou součástí ekosystémů, kde zpravidla tvoří dominantní složku a zároveň je často i provázán s jinými organismy, což umožňuje dotvořit ucelenější pohled na kvartérní přírodu.

Samotný výzkum kvartéru má u nás silnou tradici, avšak hmyz byl zatím stále opomíjenou složkou studovaných kvartérních společenstev. To je rozhodně na škodu, jelikož hmyz je skupina živočichů, která může poskytnout mnohé cenné informace, které ostatní zaměření výzkumu mohou opomenout, či umožňuje rozvinout do komplexnějších detailů stávající studia. Česká republika měla především v průběhu pleistocenních glaciálů unikátní postavení v evropské přírodě a je zde potenciál k četným zajímavým objevům, ve kterých hmyz zajisté může hrát důležitou roli a neměl by být rozhodně přehlížen.

## **5. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY:**

Abellán, P., Benetti, C. J., Angus, R. B., a Ribera, I. (2011): A review of Quaternary range shifts in European aquatic Coleoptera. *Global Ecology and Biogeography*, 20, s. 87–100.

Adroit, B., Wappler, T., Terral, J. F., Ali, A. A. a Girard, V. (2016): Bernasso, a paleoforest from the early Pleistocene: New input from plant–insect interactions (Hérault, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 446, s. 78–84.

Ashworth, A. C. (2001): Perspectives on Quaternary Beetles and Climate Change, s. 153–168. In: L. C. Gerhard, W. E. Harrison, and B. M. Hanson, (Eds.) (2001): Geological Perspectives of Global Climate Change: American Association of Petroleum Geologists Studies in Geology, 47, AAPG, 372 str.

Böcher, J. (2012): Interglacial insects and their possible survival in Greenland during the last glacial stage. *Boreas*, 41, s. 644–659.

Böcher, J. (2015): The Greenland entomofauna: zoogeography and history, s. 21–36. In: Böcher, J., Kristensen, N. P., Pape, T., Vilhelmsen, L. (Eds.) (2015): The Greenland Entomofauna: An Identification Manual of Insects, Spiders and their Allies, Brill, 881 str.

Bos, J. A., Dickson, J. H., Coope, G. R. a Jardine, W. G. (2004): Flora, fauna and climate of Scotland during the Weichselian Middle Pleniglacial palynological, macrofossil and coleopteran investigations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 204, s. 65–100.

Buckland, P. I. (2014): The Bugs Coleopteran Ecology Package (BugsCEP) database: 1000 sites and half a million fossils later. *Quaternary International*, 341, s. 272–282.

Coope, G. R. (1973). Tibetan species of dung beetle from Late Pleistocene deposits in England. *Nature*, 245, s. 335–336.

Coope, G. R. (1990): The invasion of Northern Europe during the Pleistocene by Mediterranean species of Coleoptera, s. 203–215. In: Di Castri, F., Hansen, A. J., Debussche, M. (Eds.) (1990): Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin. Springer Netherlands, 463 str.

- Coope, G. R. (2000): The climatic significance of coleopteran assemblages from the Eemian deposits in southern England. *Netherlands Journal of Geosciences*, 79, s. 257–267.
- Coope, G. R. (2006): Insect faunas associated with palaeolithic industries from five sites of pre-Anglian age in central England. *Quaternary Science Reviews*, 25, s. 1738–1754.
- Coope, G. R. (2007): Coleoptera from the 2003 excavations of the mammoth skeleton at Niederweningen, Switzerland. *Quaternary International*, 164–165, s. 130–138.
- Coope, G. R. (2010a): Coleopteran faunas as indicators of interglacial climates in central and southern England. *Quaternary Science Reviews*, 29, s. 1507–1514.
- Coope, G. R. (2010b): Coleoptera from the Cromerian Type Site at West Runton, Norfolk, England. *Quaternary International*, 228, s. 46–52.
- Elias, S. A. (1990): Observations on the taphonomy of late Quaternary insect fossil remains in packrat middens of the Chihuahuan Desert. *Palaeos*, 5, s. 356–363.
- Elias, S. A. (2000): Climatic tolerances and zoogeography of the late Pleistocene beetle fauna of Beringia. *Géographie physique et Quaternaire*, 54, s. 143–155.
- Elias, S. A. (2006): Quaternary beetle research: the state of the art. *Quaternary Science Reviews*, 25, s. 1731–1737.
- Elias, S. A. (2007): Beetle records: overview. s. 153–163. In: Elias, S. A. (2006): Encyclopedia of quaternary science. Elsevier. 3576 str.
- Elias, S. A. (2010): Advances in Quaternary Entomology. Developments in Quaternary Sciences, vol. 12, s. 1–288.
- Elias, S. A. (2014a): G. Russell Coope: Papers honouring his life and career. *Quaternary International*, 341, s. 1–5.
- Elias, S. A. (2014b). Environmental interpretation of fossil insect assemblages from MIS 5 at Ziegler Reservoir, Snowmass Village, Colorado. *Quaternary Research*, 82, s. 592–603.
- Field, M. H., De Beaulieu, J. L., Guiot, J. a Ponel, P. (2000): Middle Pleistocene deposits at La Côte, Val-de-Lans, Isère department, France: plant macrofossil, palynological and fossil insect investigations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 159, s. 53–83.

Gathorne-Hardy, F. J., Davies, R. G., Eggleton, P. a Jones, D. T. (2002): Quaternary rainforest refugia in south-east Asia: using termites (Isoptera) as indicators. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, s. 453–466.

Gibbard, P. L. a Head M. J. (2010): The newly-ratified definition of the Quaternary System/Period and redefinition of the Pleistocene Series/Epoch, and comparison of proposals advanced prior to formal ratification. *Episodes*, 33, s. 152–158.

Gradstein, F. M. a Ogg, J. G. (2004): A Geologic Time Scale 2004 – why, how, and where next! *Lethaia*, 37, s. 177–181.

Greenwood, M. T., Wood, P. J., a Monk, W. A. (2006): The use of fossil caddisfly assemblages in the reconstruction of flow environments from floodplain paleochannels of the River Trent, England. *Journal of Paleolimnology*, 35, s. 747–761.

Heinrichs, M. L., a Walker, I. R. (2006): Fossil midges and palaeosalinity: potential as indicators of hydrological balance and sea-level change. *Quaternary Science Reviews*, 25, s. 1948–1965.

Holden, A. R., Harris, J. M., a Timm, R. M. (2013): Paleoecological and taphonomic implications of insect-damaged Pleistocene vertebrate remains from Rancho La Brea, southern California. *PloS one*, 8, s. 1–8.

Holden, A. R. a Harris, J. M. (2013): Late Pleistocene Coleopteran Galleries in Wood from the La Brea Tar Pits: Colonization of Juniper by *Phloeosinus* Chapuis (Curculionidae: Scolytinae) and Buprestidae. *The Coleopterists Bulletin*, 67, s. 155–160.

Holden, A. R., Erwin, D. M., Schick, K. N., a Gross, J. (2015): Late Pleistocene galls from the La Brea Tar Pits and their implications for cynipine wasp and native plant distribution in southern California. *Quaternary Research*, 84, s. 358–367.

Horáček, I. (2015): Biodiverzita střední Evropy a kvartérní paleozoologie. *Vesmír*, 94, s. 434.

Kovanda, J. (2005): Kompletní bibliografie RNDr. Vojena Ložka DrSc. *Malacologica Bohemoslovaca*, 3, s. 5–46.

Kuzmina, S. (2015): Insect faunal response to environmental changes during the last interglacial in Western Beringia. *Quaternary International*, 379, s. 106–117.



Kuzmina, S. a Sher, A. (2006): Some features of the Holocene insect faunas of northeastern Siberia. *Quaternary Science Reviews*, 25, s. 1790–1820.

Langford, H. E., Boreham, S., Coope, G. R., Fletcher, W., Horne, D. J., Keen, D. H., ... a Whittaker, J. E. (2014a): Palaeoecology of a late MIS 7 interglacial deposit from eastern England. *Quaternary International*, 341, s. 27–45.

Langford, H. E., Boreham, S., Briant, R. M., Coope, G. R., Horne, D. J., Schreve, D. C., ... a Whitehouse, N. J. (2014b): Middle to Late Pleistocene palaeoecological reconstructions and palaeotemperature estimates for cold/cool stage deposits at Whittlesey, eastern England. *Quaternary International*, 341, s. 6–26.

Lauterer, P. (1978): Several findings of subfossil insects from archeological excavations in Moravia. *Acta Musei Moraviae*, 63, s. 117–122.

Lauterer, P. a Opravil, E. (1995): Findings of subfossil beetles (Coleoptera) dating from the second half of the 16th century, in Opava (Czech Republic). *Acta Musei Moraviae, Scientiae naturales*, 80, s. 243–246.

Lemdahl, G. (2000): Lateglacial and Early Holocene insect assemblages from sites at different altitudes in the Swiss Alps—implications on climate and environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 159, s. 293–312.

Lewis, S. L. a Maslin, M. A. (2015): Defining the anthropocene. *Nature*, 519, s. 171–180.

Lomnicki, A. M. (1894): Pleistocenské owady z Borislavia. Fauna Pleistocenica insectorum Boryslaviensium. *Wydawnictwa Muzeum imienia Dzieduszyckich*, 4, s. 1–116.

Ložek, V. (2004): Malakostratigrafický výzkum pěnvců na Pivním potoce v Bílých Karpatech. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2003*, s. 71–72.

Ložek, V. (2007): Zrcadlo minulosti Česká a slovenská krajina v kvartéru. Dokořán. 216 str.

Malhi, Y., Doughty, C. E., Galetti, M., Smith, F. A., Svenning, J. C. a Terborgh, J. W. (2016): Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, s. 838–846.

Marra, M. a Leschen, R. A. B. (2004): Late Quaternary paleoecology from fossil beetle communities in the Awatere Valley, South Island, New Zealand. *Journal of Biogeography*, 31, s. 571–586.

Marra, M. J., Crozier, M. a Goff, J. (2009): Palaeoenvironment and biogeography of a late MIS 3 fossil beetle fauna from South Taranaki, New Zealand. *Journal of Quaternary Science*, 24, s. 97–107.

Marra, M. J. a Leschen, R. A. B. (2011): Persistence of New Zealand Quaternary beetles. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 54, s. 403–413.

Miller, S. E., a Peck, S. B. (1979): Fossil Carrion Beetles of Pleistocene California Asphalt Deposits, with a Synopsis of Holocene California Silphidae (Insecta: Coleoptera; Silphidae). *Transactions Of The San Diego Society of Natural History*, 19, s. 85–106.

Millet, L., Rius, D., Galop, D., Heiri, O., a Brooks, S. J. (2012): Chironomid-based reconstruction of Lateglacial summer temperatures from the Ech palaeolake record (French western Pyrenees). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 315, s. 86–99.

Ponel, P., Coope, R., Antoine, P., Limondin-Lozouet, N., Leroyer, C., Munaut, A. V., ... a Guiter, F. (2005): Lateglacial palaeoenvironments and palaeoclimates from Conty and Houdancourt, northern France, reconstructed from Beetle remains. *Quaternary Science Reviews*, 24, s. 2449–2465.

Ponel, P., Gandouin, E., Coope, G. R., Andrieu-Ponel, V., Guiter, F., ... a Brulhet, J. (2007): Insect evidence for environmental and climate changes from Younger Dryas to Sub-Boreal in a river floodplain at St-Momelin (St-Omer basin, northern France), Coleoptera and Trichoptera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 245, s. 483–504.

Ratcliffe, B. C. a Fagerstrom, J. A.. (1980): Invertebrate Lebensspuren of Holocene Floodplains: Their Morphology, Origin and Paleoecological Significance. *Journal of Paleontology*, 54, 3, s. 614–630.

Roberts, N. (2013): The Holocene: an environmental history. John Wiley & Sons. 316 str.

Scudder, S. H. (1877): Description of two new species of Carabidae found in the interglacial deposits at Scarborough Hts., in Toronto, Canada. *United States Geological Survey of the Territories (Hayden)*, B3, s. 763–764.

Scudder, S. H. (1898): The Pleistocene beetles of Fort River, Massachusetts. *Monographs of the United States Geological Survey*, 24, s. 740–746.

Tanaka, G., Taniguchi, H., Maeda, H., a Nomura, S. I. (2010): Original structural color preserved in an ancient leaf beetle. *Geology*, 38, s. 127–130.

Turečková, K. a Martinát, S. (2015): Quaternary sector and extended sectoral structure of the economy in the selected European countries. *Working Paper in Interdisciplinary Economics and Business Research*, 10, s. 1–10.

Turner, J. N., Holmes, N., Davis, S. R., Leng, M. J., Langdon, C. a Scaife, R. G. (2015): A multiproxy (micro-XRF, pollen, chironomid and stable isotope) lake sediment record for the Lateglacial to Holocene transition from Thomastown Bog, Ireland. *Journal of Quaternary Science*, 30, s. 514–528.

Weisdorf, J. L. (2005): From Foraging To Farming: Explaining The Neolithic Revolution. *Journal Of Economic Surveys*, 19, s. 561–586.

Wetterich, S., Kuzmina, S., Andreev, A. A., Kienast, F., Meyer, H., ... a Sierralta, M. (2008): Palaeoenvironmental dynamics inferred from late Quaternary permafrost deposits on Kurungnakh Island, Lena Delta, northeast Siberia, Russia. *Quaternary Science Reviews*, 27, s. 1523–1540.

Wiberg-Larsen, P., Bennike, O., Jensen, J. B., a Lemke, W. (2001): Trichoptera remains from early Holocene river deposits in the Great Belt, Denmark. *Boreas*, 30, s. 299–306.